BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 34 — N° 5, 1962, pp. 355-364.

SUR LA NATURE DIPLOPODIENNE DES SEGMENTS THORACIQUES DES SPIROBOLIDES ET DES SPIROSTREPTIDES (MYRIAPODES DIPLOPODES)

Par J. M. DEMANGE

Chez les Diplopodes les segments abdominaux portent deux paires d'appendices, mais les premiers segments du corps n'en présentent qu'une seule paire. Les trois premiers anneaux, ou thorax, ont une morphologie particulière. Ils sont incomplets, les bords de l'arc pleuro-tergal laissant un espace dans lequel jouent les membres dont les sternites restent indépendants même chez les formes, comme les *Polydesmoidea*, où les bords de l'arc sont réunis par une bride. Le premier segment du thorax, le collum, est apode et présente, ventralement, une pièce libre, la gula, tandis que les deux suivants portent chacun une paire de pattes libres.

Le premier segment abdominal, le quatrième du corps, présente, lui aussi, une seule paire de pattes, mais l'on sait, depuis les travaux de W. Bigler (1913), qu'il s'agit de la paire postérieure du segment, les appendices antérieurs étant remplacés par une sclérification (platosternite), vestige des pattes disparues chez *Chordeuma*.

La disposition particulière des pattes dans les segments antérieurs a, bien entendu, attiré l'attention des auteurs et fait l'objet de deux hypothèses : origine simple des segments thoraciques et origine double.

L'opinion généralement admise est que les segments thoraciques sont simples à l'inverse des autres segments du corps.

K. W. Verhoeff est partisan, au contraire, de la nature double de ces segments à l'exception du collum qui est simple. Les organes génitaux externes de la ♀ ou vulves sont, pour lui, les vestiges de la paire de pattes postérieure du segment III et il les nomme cyphopodes.

S. M. Manton (1961), après une étude très intéressante de la musculature des Diplopodes, se range à l'avis de K. W. Verhoff, mais d'une manière fort prudente. Cet auteur ne peut toutefois conclure à la nature simple ou double du collum bien que « sa musculature dérive clairement de celle d'un segment typique du tronc ». Des recherches embryologiques récentes (Pflugfelder, 1932) militent en faveur de la nature double des segments thoraciques par la présence de deux paires de sacs coelomiques.

Le groupe des Spirobolides est un peu particulier en ce sens que le cinquième segment présente, lui aussi, une seule paire de pattes, à l'in-

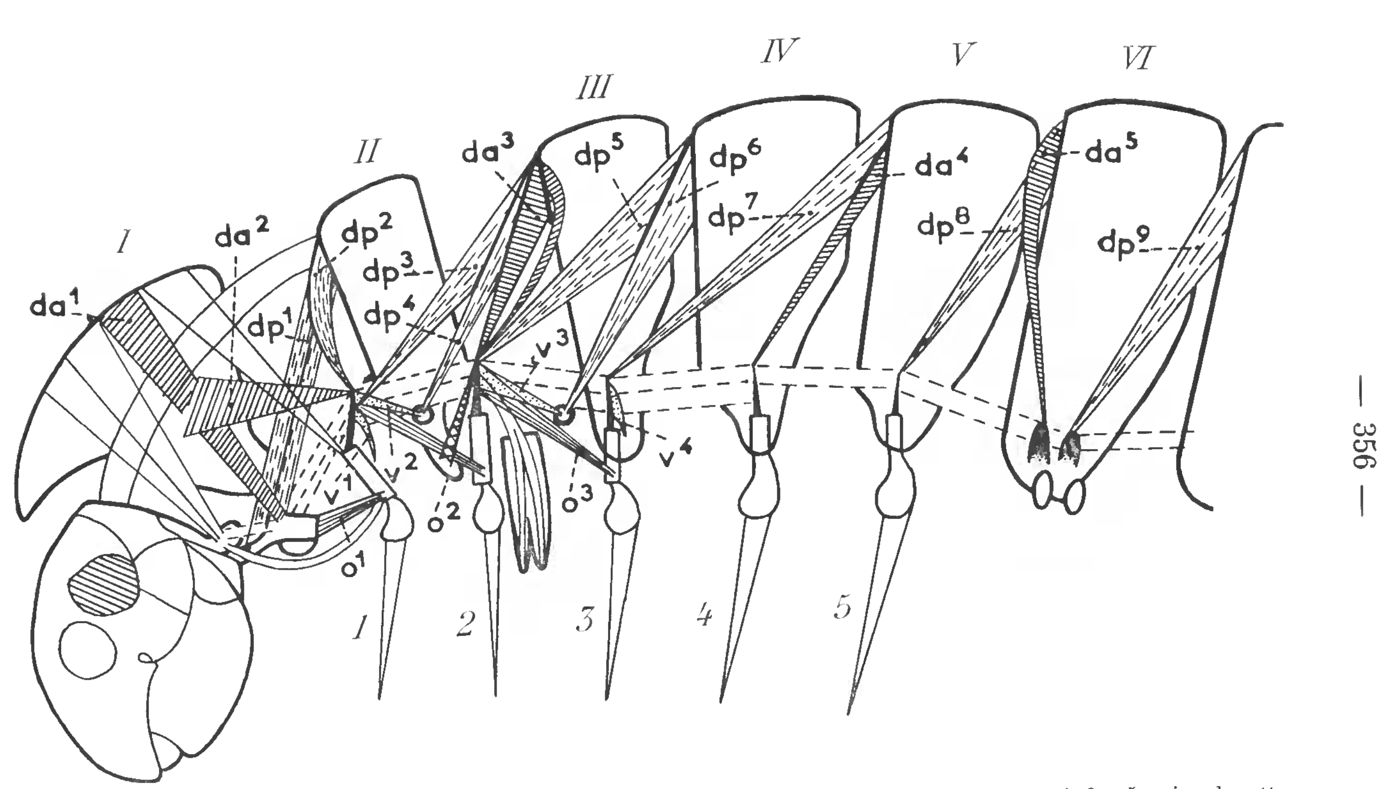


Fig. 1. — Coupe longitudinale schématique de *Pachybolus laminatus chevallieri* Bröl. ♂. I, II,... VI, segments ; 1, 2,... 5, paires de pattes ; da^1, da^2,... da^5 (hachures,) muscles dorsoventraux antérieurs ; dp^1, dp^2,... dp^9 (lignes interrompues), muscles dorso-ventraux postérieurs ; en o^1, o^2, o^3 (lignes continues), muscles obliques poche trachéenne-syncoxosternum ; v^4, v^2,... v^2 (pointillés), muscles vestigiaux des pattes absentes ; tirets, muscles longitudinaux ventraux.

verse des autres Diplopodes. Les cinq premiers segments paraissent ainsi pourvus, chacun, d'une paire d'appendices, la première étant située entre le collum et le second anneau.

Ce décalage dans la position des pattes existant entre les Spirobolides et les autres Diplopodes, amène F. Silvestri et K. W. Verhoeff à formuler deux hypothèses contradictoires. Celle de F. Silvestri, partisan de la nature simple des segments thoraciques, est basée sur un déplacement des pattes ambulatoires vers l'avant, à partir du 5e segment, de telle sorte que la paire antérieure de ce segment se trouve au 4e, les appendices du segment IV au 3e, ceux du 3e au second qui, en définitive présente, apparemment, deux paires de membres, le collum restant apode. Tout le matériel appendiculaire aurait subi un mouvement de translation vers l'avant. K. W. Verhoeff, pour qui la nature diplopodienne des segments thoraciques ne fait aucun doute, nie ce mouvement, contrairement à ce qu'écrit S. M. Manton, en déclarant qu'il s'agit là d'une interprétation purement hypothétique. Il se base sur le fait que les pattes 3 à 5 sont soudées à l'arc pleuro-tergal et qu'un déplacement ne peut se produire lorsque les liaisons musculaires naturelles sont établies et que les sternites sont soudés (4e et 5e segments). Il affirme, gratuitement, qu'un sternite donné ne peut se souder à un arc pleuro-tergal étranger. Il admet, toutefois, qu'un déplacement faible peut se produire pour les pattes libres. Il n'envisage pas que l'arc pleuro-tergal ait pu se souder après une translation des pattes. Pour K. W. Verhoeff, le thorax étant constitué de diplosegments, le deuxième anneau a gardé ses deux paires de pattes originelles et le 5e en a perdu une paire. Se fondant sur la disposition des deux paires de pattes du 2e segment et sachant que les orifices sexuels se situent en arrière de la 2e paire, il conclut que, chez les Spirobolides, la vulve est la paire de pattes *antérieure* du segment III alors que chez les autres Diplopodes, dont le segment II porte une paire d'appendices, la vulve est la paire *postérieure* du segment III. Mais tout ceci n'est qu'hypothèse et ne repose sur aucun fait anatomique.

S. M. Manton (1961) admet ce déplacement mais l'on peut regretter une malheureuse numérotation séparée des sternites, gula comprise, et des appendices pouvant créer des confusions car le 2e sternite correspond à la première paire de pattes, le second à la troisième paire, etc.

Les discussions précédentes ne reposent que sur des données de morphologie externe. Seul F. Silvestri a publié (1902) une anatomie complète des Diplopodes qui, bien qu'entachée de lacunes, est un travail de base sérieux. S. M. Manton, plus récemment, a entrepris une étude analogue sur un plus grand nombre de groupes, mais le problème concernant la nature double ou simple des segments thoraciques est loin d'être élucidé. De nombreuses questions se posent encore, notamment la nature du collum et des organes génitaux externes et, si les segments thoraciques sont doubles, comme nous le croyons, ce que sont devenues les pattes absentes.

C'est pour résoudre ces problèmes et répondre à ces questions, qu'en rapport avec des recherches sur le segment gonopodial (7e) et les gono-

podes, nous avons étudié la musculature des premiers segments du corps chez les Spirobolides et les Spirostreptides. Il existe, en effet, une musculature typique en relation avec les poches trachéennes, elles-mêmes reliées aux bases appendiculaires. Nous nous proposons de rechercher cette musculature, même réduite pour retrouver, dans les doubles segments thoraciques, les traces des appendices régréssés ou disparus.

Les résultats obtenus chez les Spirobolides et les Spirostreptides sont différents de ceux de notre collègue S. M. Manton. Bien que les organes génitaux aient été volontairement délaissés, un grand nombre de muscles importants ne sont pas mentionnés et certains autres montrent des points d'insertion incorrects.

Nous publions [1], schématiquement, fig. 1, les résultats de nos recherches chez *Pachybolus laminatus chevallieri* Bröl., mais notre étude ne s'est pas limitée à cette seule espèce. Nous avons également examiné plusieurs espèces de *Rhinocricus* d'Amérique du Sud, dont *insularis* Bröl. et, en ce qui concerne les Spirostreptides, plusieurs espèces appartenant aux familles des *Spirostreptidae* et des *Harpagophoridae.*

Il sera distingué :

a) les faisceaux dorso-ventraux antérieurs *da* (hachures) et postérieurs *dp* (lignes discontinues) aboutissant aux poches trachéennes.

b) les obliques, poche trachéenne — sclérites *v* (pointillés) et poche trachéenne — syncoxosternite *o* (lignes continues) ;

c) les longitudinaux, poche trachéenne — poche trachéenne (tirets) ;

d) les faisceaux poche trachéenne — ouverture ventrale du segment (quadrillés).

Il existe, en outre, trois séries de muscles : faisceau dorso-ventral des pattes 1 et 2, faisceaux poche trachéenne — pénis ou vulve et longitudinal, patte 1 — apophyse occipitale.

Segments thoraciques.

La musculature typique du double segment est, comme l'a bien montré S. M. Manton, caractérisée par deux dorso-ventraux, antérieur da^5 et postérieur dp^9 et des longitudinaux allant d'une poche trachéenne à une autre. Les muscles dorso-ventraux sont naturellement des directeurs et nous pouvons remarquer qu'à l'exception des pattes 3, 4 et 5, tous les appendices ambulatoires visibles et la gula, présentent des antérieur *da* et postérieur *dp* contrairement à ce qu'a affirmé S. M. Manton pour *Spirobolus.* La patte 5 étant la postérieure du segment IV il est normal de ne pas rencontrer d'antérieur *da*, de même pour la patte 4 qui, par suite du mouvement de translation, se trouve annexée par le segment IV. Son muscle da^4 est le dorso-ventral antérieur du segment V. Pour la troisième paire, il se pourrait qu'elle soit dépourvue de muscle antérieur *da* chez certaines espèces, *Pachybolus laminatus* en l'occurence, car il existe chez *Rhinocricus insularis.* La figure 33 *b* de S. M. Manton est exempte,

1. Signalons qu'un muscle sternite de la P. 2 — dos du segment II — a été omis dans notre figure.

elle aussi, de ce faisceau le tendon 4 étant l'équivalent du dorso-ventral postérieur dp^6 du sclérite précédent.

Les trois segments du thorax présentent donc une musculature typique de diplosegment, y compris le collum. S. M. Manton à ce sujet ne tranche pas le problème et considère la musculature du collum comme dérivée d'un segment typique du tronc. Toutefois, il nous semble que la nature double du collum ne fait aucun doute si l'on accepte que les deux paires d'appendices de ce segment, gula et P. 1, possèdent chacune, comme les fontionnelles du thorax, un dorso-ventral antérieur da^1, da^2 et un postérieur dp^1, dp^2. Le muscle dorso-ventral collum-syncoxosternite, laissé en blanc, est un argument supplémentaire en faveur de l'appartenance de la dite patte au collum : deux membres, donc diplosegment.

Les segments thoraciques étant doubles, que sont devenus les appendices absents ? Deux cas peuvent se présenter ; ou bien ils manquent totalement, ou ils sont réduits à des reliques. Dans cette dernière hypothèse les vestiges de la musculature typique doivent être retrouvés.

Les vestiges des pattes thoraciques disparues.

Deux muscles dorso-ventraux dp^4, dp^5 frappent tout d'abord par leur insertion sur des sclérites situés en arrière des pattes 1 et 2 (fig. 2 *B* et *C*) ainsi que par leur rencontre, sur ce sclérite, avec un faisceau oblique o^2, o^3, rejoignant les poches trachéennes des mêmes pattes. Ces muscles, doublant des faisceaux identiques, mais insérés sur les poches trachéennes des pattes en question, dp^3, dp^5, eux même homologues à des dorso-ventraux postérieurs, il ne fait aucun doute qu'ils sont des vestiges de deux pattes apparemment disparues. Deux muscles obliques o^1, o^4 (pointillés) partant des poches trachéennes des P 1 et P 3, identiques à ceux des sclérites, laissent supposer qu'il pourrait se trouver là deux membres vestigiaux, mais on ne remarque pas de dorso-ventraux à leur niveau. Toutefois, un examen attentif des points d'insertions musculaires sur la poche trachéenne de P 1 (fig. 2 *C*) montre qu'il s'agit bien de membres vestigiaux mais dont la régression est plus poussée. Alors que les dorso-ventraux des pattes sont uniques, ici le faisceau est double et présente deux insertions l'une à l'extrémité distale de la poche, l'autre au niveau du départ du muscle oblique qui nous intéresse. Il y a donc deux muscles le second correspondant au dorso-ventral dp^3 du vestige appendiculaire. Le témoignage de la P 3 est moins catégorique. Le dorso-ventral dp^7 occupe une grande partie de la poche trachéenne et, des fibres, s'insèrent évidemment, à la base du muscle oblique o^4 mais l'on peut difficilement distinguer deux faisceaux. Il est vrai que la base de la patte en question est différente de celle des deux premières et se rapproche beaucoup plus de celle des pattes suivantes. *Rhinocricus insularis* Bröl. nous procure, à ce sujet, un document intéressant. Chez cette espèce, il existe un faisceau musculaire et deux tendons dans le segment V, ce qui indique clairement la présence du vestige. Il y a un tendon et une partie du muscle pour la P3, la seconde portion de ce muscle et le deuxième tendon pour le vestige.

Les muscles obliques v (pointillés) partant de la poche trachéenne semblent être homologues aux obliques o^2, o^3 reliant la poche trachéenne au syncoxosternum, ou le syncoxosternum à la gula o^1. Ils sont *uniquement* représentés dans les segments antérieurs (thorax) et ne réunissent que les pattes ambulatoires de ces segments. Ils sont *caractéristiques*, pourrait-on dire, *des membres des segments thoraciques* ; or les vestiges possèdent ces muscles v^1, v^2, v^3, v^4 (pointillés) et leur position pourrait-être toujours en arrière des pattes 1, 2 et 3. Il semble que les sclérites de la base de ces pattes, dénommés intercalaires, soient ces mêmes vestiges chez les Diplopodes Chilognathes.

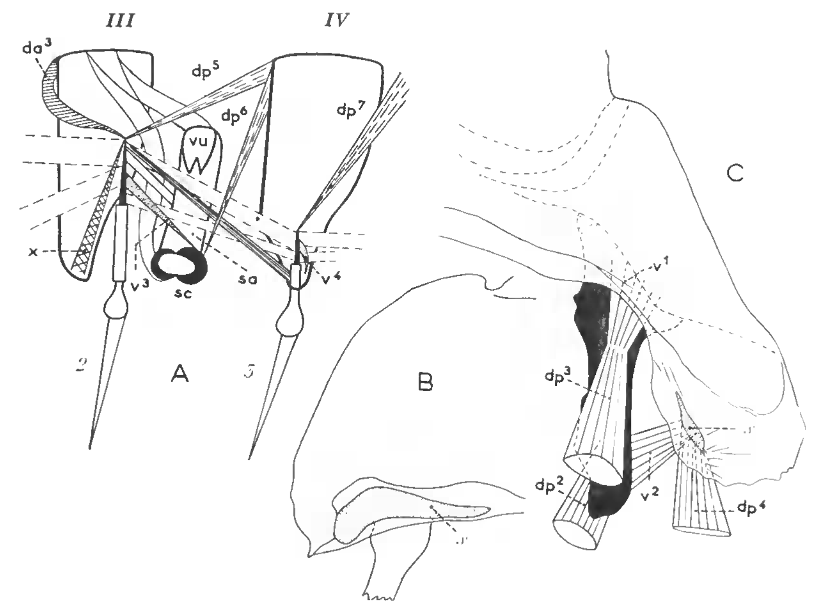


Fig. 2. — A. — Coupe longitudinale schématique des segments III et IV d'une ♀ d'*Harpagophoridae*. Pour la clarté du dessin la P2 a été déplacée vers l'arrière.

*da*³ (hachures), muscles dorso-ventral antérieur ; *dp*⁵,... *dp*⁷ (lignes interrompues), muscles dorso-ventraux postérieurs ; *sa*, sac vulvaire ; *sc*, sclérifications de l'orifice du sac vulvaire ; v^3, v^4 (pointillés), muscles vestigiaux ; *vu*, vulve ; *x* (quadrillés), muscle poche trachéenne-lèvre du segment.

B. — Partie gauche, face postérieure, de la première paire de pattes d'un ♂ de *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch). *s*, sclérite, vestige d'une patte disparue.

C. — Musculature de la première paire de pattes, face postérieure de *Pachybolus laminatus chevallieri* Bröl. ♂. *dp*⁴,... *dp*², muscles dorso-ventraux postérieurs ; v^1, v^2, muscles vestigiaux des pattes disparues ; *s*, vestige d'une patte disparue.

La gula, pièce sclérifiée située sous le collum entre la tête et la première paire de pattes est considérée comme le sternite du collum, segment simple (H. W. Brölemann), ou d'un segment postcéphalique (F. Silvestri). C'est une bride étroite flanquée de deux larges palettes latérales de chacune desquelles part une longue apophyse (poche trachéenne) s'articulant à une apophyse spéciale céphalique. Les muscles s'insèrent sur cette poche trachéenne et sur la base des palettes. On peut reconnaître

deux faisceaux dorso-ventraux postérieurs *dp*[1] et un dorso-ventral antérieur *da*[1] aboutissant respectivement au segment II et au collum ; des longitudinaux ventraux continuent la série, courant de patte en patte, tout le long du corps et un oblique *o*[1], issu du syncoxosternite de la P 1. La gula n'est pas seulement un sternite, mais la fusion de plusieurs éléments d'une patte, poche trachéenne et syncoxosternite. C'est la première paire de pattes du corps.

Nous comprenons mieux, maintenant que les reliques des appendices disparus ont été découverts, l'ordonnance des faisceaux musculaires thoraciques qui, a première vue, apparaît anormale. De plus la distinction faite entre le thorax et l'abdomen repose, uniquement, sur des différences morphologiques externes. Il est possible de reconstituer la disposition musculaire typique du diplosegment en déplaçant, vers l'arrière, les appendices.

On peut envisager que la disposition des pattes des Spirobilides et Spirostreptides et, par voie de conséquence, des autres Chilognathes est la suivante :

Gula et première paire appartiennent au collum, le muscle vestigial $\wp^1$ et les sclérites au segment II, la patte 2 et les sclérites au segment III, la patte 3 et le muscle vestigial $\wp^4$ au segment IV, les pattes 4 et 5 au segment V.

Ce « reclassement » nous amène à envisager la possibilité d'un mouvement de tranlation des pattes vers l'avant chez les Spirobolides.

Translation des pattes chez les Spirobolides.

Un tel phénomène est-il possible et a-t-il laissé des traces ? K. W. Verhoeff nie son existence, alors que H. W. Brölemann l'admet. S. M. Manton reconnaît le déplacement en se basant sur la disposition des faisceaux et tendons dorso-ventraux partant du prophragma des segments 5 et 4. Ceci est évidemment un point de départ mais n'est pas une preuve en soi, car si l'on admet, avec l'auteur, l'origine diplopodienne des segments du thorax, on devrait rencontrer, à tous les anneaux, la musculature typique du diplosomite, c'est à dire un dorso-ventral antérieur *da* et un dorso-ventral postérieur *dp*, en replaçant les pattes dans leurs segments respectifs : la 4e au segment V, la 3e au segment IV, la seconde au segment III. On ne peut retrouver ce type de structure dans les dissections de S. M. Manton, car des séries complètes de muscles très importants ne sont pas mentionnées. Rien dans la figure et le texte n'indique que les traces de pattes disparues aient été retrouvées, sinon une allusion au tendon 4, de la P 3, de la figure 33 *b* qui « représenterait, probablement, une relique d'un muscle autrefois fonctionnel », encore le reconnaît-on comme un antérieur. Notre opinion diffère, d'ailleurs, à ce sujet. Pour nous ce n'est pas un antérieur mais le postérieur *dp*[6] et de plus il n'aboutit pas à la P 3 mais au sclérite situé en arrière de la P 2. Les points d'insertions ont donc été incorrectement localisés.

Il n'est pas prouvé que les pattes se soient déplacées *dans l'ordre* indiqué et rappelé plus haut, les unes par rapport aux autres. Les pattes disparues

des doubles segments du thorax ont dû occuper une place que l'auteur ignore. La numérotation 1, 2, 3, et 4 n'est donc pas forcément exacte.

D'autres faits doivent venir appuyer les documents apportés par les dorso-ventraux. Comme le montre, par contre, notre figure, la physionomie typique du double segment est respectée si l'on replace les appendices dans les segments qu'ils occupaient avant leur mouvement. En outre nous avons découvert un muscle beaucoup plus intéressant, indiqué en quadrillé, partant de la poche trachéenne de la P 2 et aboutissant à *la lèvre ventrale du segment II*. Ce muscle est la véritable preuve recherchée, car son homologue, chez les Spirostreptides, où la disposition des pattes est celle de tous les autres Chilognathes, aboutit à *la lèvre ventrale du segment III*. Ceci ajouté aux dorso-ventraux montre, cette fois, qu'il y a bien eu déplacement des pattes vers l'avant chez les Spirobolides.

Que deviennent les organes génitaux externes, vulves et pénis, ainsi que les orifices sexuels au cours de cette translation ? Se déplacent-ils également comme le soutenait K. W. Verhoeff ?

Organes génitaux externes.

Tout d'abord il est intéressant de savoir à quelle patte appartient la vulve ou le pénis ou mieux, quel est le support originel des orifices génitaux. Est-ce la patte fonctionnelle (P 2) ou le vestige de la suivante ? Chez le ♂ le pénis, parfaitement individualisé, est situé en arrière de la 2e paire de pattes, c'est-à-dire au niveau du sclérite postérieur du segment III, et chez la ♀ la vulve s'abrite au fond d'une invagination dont l'orifice est protégé par le tablier de la P 2.

La musculature de cette région chez la ♀ permet de dire que le sclérite du segment III du ♂ et le pénis constituent les seules reliques de la patte supportant les orifices génitaux et non, comme on pouvait le supposer, la patte ambulatoire 2. En effet chez la ♀, point de départ de nos recherches, les muscles obliques v^3 et dorso-ventral dp^6 du ♂ se retrouvent, mais aboutissent au sac vulvaire, à proximité de son orifice. Chez les *Harpagophoridae* cet orifice est renforcé par des pièces fortement sclérifiées *sc* de formes diverses. On reconnaît une duplicature antérieure, en parement, et souvent une ou deux sclérifications postérieures. Le dorso-ventral postérieur dp^6 et le faisceau oblique v^3, homologues de ceux du sclérite du ♂, s'insèrent sur les différenciations postérieures. (fig. 2 *A*). En plus de ces muscles, nous avons découvert deux faisceaux partant du segment III et rejoignant, l'un la base de la vulve au niveau de l'opercule, l'autre la duplicature antérieure.

De ce qui précède, il ressort que la vulve, la duplicature et les sclérites postérieurs, ou tout au moins le territoire chitineux leur correspondant, sont les vestiges de la patte originelle supportant les orifices génitaux. L'on pouvait s'attendre à ce que les muscles spéciaux, dont le rôle est d'aider la vulve à rejoindre sa position au fond du sac après dévagination, appartiennent au segment IV, puisqu'il s'agit de la patte postérieure du 3e segment ; mais il s'agit, probablement, d'un dédoublement du muscle antérieur de la P 2.

Chez les groupes étudiés le pénis est séparé de la P 2 tandis que chez d'autres Diplopodes il est inexistant, les conduits sexuels « perforant » les hanches de cette patte (Polydesmoidea, Craspedosomoidea, Chordeumoidea). Que deviennent alors les vestiges de la patte ? Chez les Polydesmoidea aucun sclérite ni différenciation externe ne caractérise ces reliques, mais le muscle dorso-ventral postérieur *dp* est présent et s'insère sur une invagination chitineuse latérale de la base de la P 2. Il n'est pas impossible que certains éléments de la patte en régression aient été annexés par la patte précédente. Il existe, d'ailleurs, une légère différenciation en saillie, pointe, bosse, etc. au niveau de l'orifice sexuel, trace de la fusion. Ceci est également valable pour la ♀, les vulves étant, parfois étroitement liées à la hanche de la P 2 (Pentazonia).

Les orifices génitaux sont donc toujours situés dans le segment III et débouchent au niveau de la *patte postérieure*, vestigiale, de ce segment. Le mouvement de translation des pattes chez les Spirobolides n'a pas affecté leur position comme le pensait K. W. Verhoeff.

Il est dans nos intentions de poursuivre notre étude chez tous les grands groupes de Diplopodes et nous espérons être en mesure de publier prochainement les résultats obtenus. Quoi qu'il en soit nous avons déjà reconnu chez les Polydesmoidea, Chordeumoidea et Craspedosomoidea les traces des pattes absentes sous forme de faisceaux musculaires. Il en est de même pour les organes génitaux externes ♂ et ♀. Il nous semble que l'on doive retrouver ces vestiges chez tous les Diplopodes.

Conclusions.

L'étude de la musculature du thorax des Spirobolides et des Spirostreptides permet de conclure à la nature double des trois segments thoraciques.

Les pattes ambulatoires disparues sont mises en évidence sous forme de vestiges dont les plus importants, et surtout les mieux visibles, sont le pénis et la vulve avec des dépendances.

Le mouvement de translation vers l'avant des quatre premières paires de pattes ambulatoires chez les Spirobolides est parfaitement indiqué par l'insertion d'un muscle de la patte 2 sur le segment II chez les Spirobolides et sur le segment III chez les Spirostreptides.

Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum.

BIBLIOGRAPHIE

Attems (C.), 1926. — Myriopoda in *Kukenthal*, bd. IV, 1926.

Bigler (W.), 1913. — Die Diplopoden von Basel und Umgebung. *Rev. Suisse Zool.*, XXI, nº 18, 1913.

Brölemann (H. W.), 1935. — Myriapodes Diplopodes — Chilognathes I. Faune de France. Lechevallier éd. Paris, 1935.

Demange (J. M.), 1962. — Sur la segmentation thoracique des Spirobolides et des Spirostreptides. *C. R. acad. Sc.*, sous presse, 1962.

MANTON (S. M.), 1961. — The evolution of Arthropodian locomotory mechanisms. Part 7. Functional requirements and body design in Colobognatha (Diplopoda), together with a comparative account of Diplopod burrowing techniques, trunck musculature and segmentation. *Lin. Soc. Lond.*, *Zool.*, vol. XLIX, nº 299, 1961.

SILVESTRI (F.), 1903. — Classis Diplopoda. Anatome. Pars 1 *a* : Segmenta, Tegumentum, muscoli in : Berlese, Acari, Myriapoda et Scorpiones etc., Portici, 1903.

VERHOEFF (K. W.), 1928. — Diplopoda. *Bronns Tiers.*, Lief. 1-6, 1926-1928.

VERHOEFF (K. W.), 1932. — Diplopoda. *Ibid.*, Lief. 7-13, 1928-1932.